Etologiska karaktärer vid taxonomiska studier av vargspindlar[1]

TORBJÖRN KRONESTEDT

Kronestedt, T.: Etologiska karaktärer vid taxonomiska studier av vargspindlar. [Ethological characters in taxonomical studies on wolf spiders (Araneae, Lycosidae).] – Ent. Tidskr. 100:194–199. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

The courtship in a number of lycosid species was studied ethotaxonomically, i. e. to reveal behavioural characters supplementing morphological ones. Males of morphologically closely allied species were observed in order to find: (1) species-specific behavioural patterns, and (2) unique behavioural traits above the species level. The following species were observed: *Pardosa fulvipes, P. prativaga, P. pullata, P. riparia, P. sphagnicola* (all from the *pullata* group); *P. agrestis, P. agricola, P. monticola, P. palustris, P. purbeckensis* (all from the *monticola* group); and *Alopecosa aculeata, A. cuneata, A. pulverulenta, A. taeniata* (all from the *pulverulenta* group). All species display a species-specific pattern. The hopping in *P. prativaga* and *P. sphagnicola* is considered to be a synapomorphic trait. A reduced courtship was found in *P. riparia* (male chases female). *P. purbeckensis* has a distinct display in comparison with *P. agrestis* (the species status of these recently questioned). *A. aculeata* and *A. taeniata* (previously regarded as conspecific) have different courtship. *A. cuneata* is peculiar in so far as the female grasps one of the male's swollen first tibiae with her chelicerae before getting into copula. The copulatory behaviour in three of the *Alopecosa* species was observed: during each palpal application (applied in alternation) the haematodocha rapidly expands a number of times in succession without the palp being withdrawn.

T. Kronestedt, Section of Entomology, Swedish Museum of Natural History, S-104 05 Stockholm, Sweden.

Hos vargspindlarna ingår mer eller mindre komplicerade uppvisningsbeteenden i parningsspelet. Av vad man vet, då endast ett mycket begränsat antal arter studerats, uppvisar många arter i detta sammanhang artspecifika beteendemönster. Kroppsställningen vid själva parningen är däremot likartad inom familjen. I samband med kopulationen har dock vissa skillnader uppmärksammats mellan släkten vad gäller sättet på vilket hannen använder sina palper vid överförandet av sperman till honan.

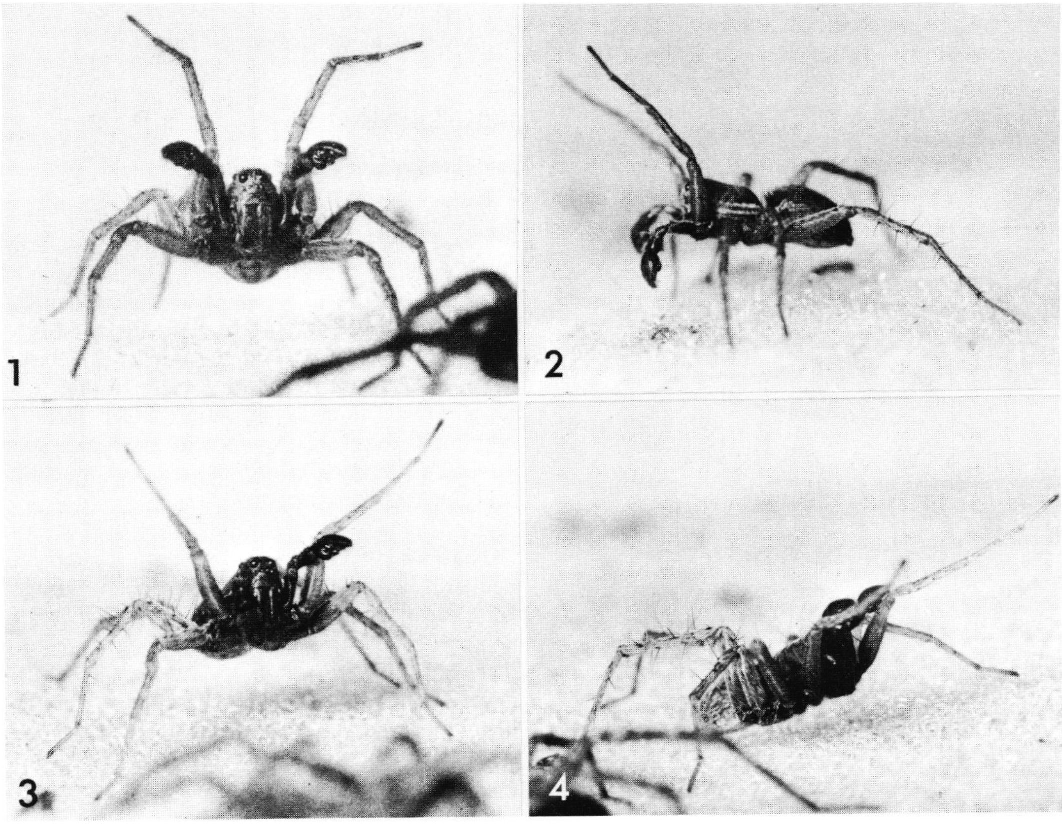
Ett antal arter inom släktena *Pardosa* och *Alopecosa* är f n föremål för studium av parningsspel och parning. Jag vill kalla dessa studier etotaxonomiska, då avsikten med dem är att finna beteendekaraktärer, som i olika avseenden kompletterar morfologiska karakteristika.

Här har endast studerats de specifika rörelsemönster, som hannen uppvisar och som är mer eller mindre riktade mot honan. Honans roll i sammanhanget berörs inte närmare, inte heller vilken påverkan olika signaler från det ena könet kan ha på det andra.

Generellt kan sägas, att hannarna under parningsspelet utför stereotypa rörelser med palper och ben, i synnerhet de båda främre benparen, samt bakkroppen. På palperna och/eller de främre benparen har också hos många arters hannar utbildats epigamiska karaktärer i form av t ex avvikande behåring eller färg. Skillnader i beteendet mellan arter manifesteras i detta sammanhang såväl i de olika kroppsdelarnas speciella rörelser som i kombinationen av dessa rörelser och det sätt som hannarna förflyttar sig på.

Avsikten med nu pågående studier är att jämföra parningsspelet hos ett antal arter, som på morfologisk grund kan antas stå varandra mycket nära. Inom sl. *Pardosa* har bl a de i Sverige förekommande arterna inom *pullata*- och *monticola*-grupperna undersökts (av den senare dock ej *P. plumipes* (Thorell) men väl den på kontinenten och i England kustbundna *P. purbeckensis*). Båda grupperna har tidigare studerats morfotaxonomiskt (*pullata*-gruppen: Holm & Kronestedt 1970; *monticola*-gruppen: Tongiorgi 1966). Utformningen av båda könens kopulationsorgan tyder på, att arterna inom resp. grupp är varand-

[1] Vid föredraget visades en film om parningsspelet hos de här behandlade arterna (utom *P. pullata* och *P. riparia*) samt kopulationsbeteendet hos *A. aculeata* och *A. taeniata*.



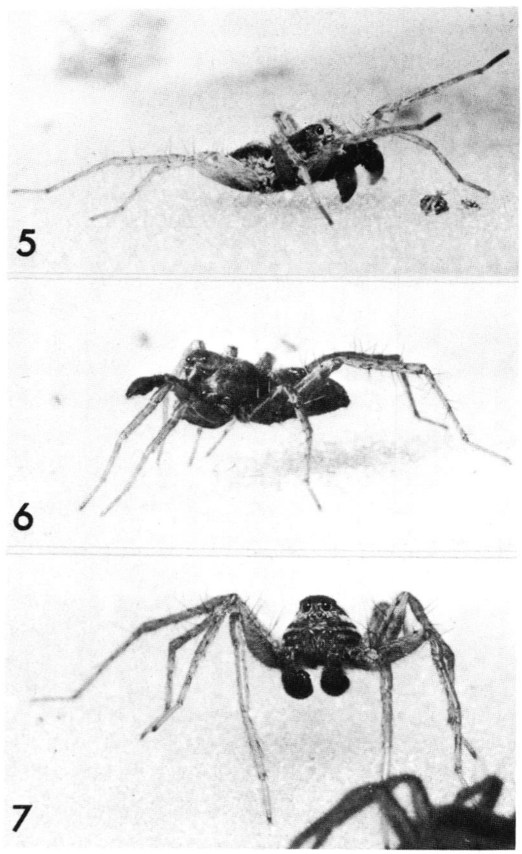
Figs. 1–4. Ställningar i parningsspelet hos hannar inom *Pardosa monticola*-gruppen (se texten). – 1–2. *P. purbeckensis*. – 3–4. *P. agrestis*.

Male *Pardosa* (*monticola* group) in courting attitudes. – 1–2. *P. purbeckensis* (Netherlands, Friesland: Lauwerszeepolder): palps raised to the position in 1, which is followed by that in 2 where the first legs are rapidly kept swinging back and forth for a short time. – 3–4. *P. agrestis* (Sweden, Uppland: Stockholm): the first legs (sometimes also one or both of the second leg pair) are synchronously moved in a pumping manner, their femora being directed more or less upwards and patellae-tarsi directed more or less forwards; the palps are alternately raised jerkily to the position in 3 or being raised synchronously as in 4 (only a few specimens observed and variations in the palpal movements not extensively studied, alternate and synchronous raising of the palps being observed in the same individual). Photo: the author.

ra närstående. Så är t ex på goda grunder *pullata*-gruppen att betrakta som monofyletisk bl a genom den speciella utformningen av tegularapofysen i hannens kopulationsorgan (synapomorfi). Däremot har jämförelser mellan arter tillhörande olika artgrupper inte varit av intresse i detta sammanhang.

Inom sl. *Alopecosa* har fyra i Sverige förekommande arter inom *pulverulenta*-gruppen (Lugetti & Tongiorgi 1969) studerats. *A. taeniata* har tidigare ansetts konspecifik med *A. aculeata*. (En nybeskrivning av den förra är under utarbetande av förf.)

Nedan följer korta beskrivningar av det observerade beteendemönstret hos hannarna i samband med parningsspelet. Vertikala rörelser med bakkroppen (vibrationer eller ryckningar) förekommer allmänt och omnämns bara i vissa fall. Förutom *P. purbeckensis* (från Holland) är allt här observerat material från olika platser i Mellansverige. Beteendena har registrerats dels på färgfilm (super-8) med filmkamera Beaulieu 4008



Figs. 5–7. Ställningar i parningsspelet hos hannar inom *Pardosa monticola*-gruppen (se texten). – 5. *P. agricola*. – 6. *P. monticola*. – 7. *P. palustris*.

Male *Pardosa* (*monticola* group) in courting attitudes. – 5. *P. agricola* (Sweden, Dalarna: Ore, sandy shore of Lake Skattungen): the male advances towards the female while performing small rapid vertical movements with his first legs which are stretched forwards. – 6. *P. monticola* (Sweden, Bohuslän: Hamburgö): the male stands on the spot, alternately raising the palps at intervals of several seconds between each raising, e.g. in one recorded male at consecutive intervals of 12, 15, 15, 21 and 47 s before being disturbed (after this element of the display the male quickly raises both palps in alternation and approaches the female with the first legs stretched forwards and vibrating). – 7. *P. palustris* (Sweden, Dalarna: Ore): the male slowly advances towards the female with his body gently rocking sideways. Photo: the author.

ZM försedd med Angénieux Macro-Zoom 1.9/8-64 mm, dels med svartvita stillbilder.

Beteendebeskrivningar

Pardosa pullata-gruppen

P. fulvipes (Collett). Efter att palperna alternerande höjts och sänkts några gånger, höjs frambenet på samma sida som den palp, som senast sänkts. Efter sänkning av detta framben, varvid de yttre lederna gör en lätt vinkande rörelse, höjs och sänks andra sidans palp, varpå denna sidas framben höjs och sänks. Samma rörelsemönster upprepas ett antal gånger. Hela tiden små vertikala rörelser med bakkroppen, som är försedd med en inom familjen unik stridulationsapparat (Kronestedt 1973).

P. prativaga (L. Koch). Bakkroppen rörs först ryckigt, varefter palperna synkront rörs upp och ned, först långsammare i mot kroppen indraget läge, varunder bakkroppen fortfarande gör vertikala ryckningar, sedan snabbare, då de riktas mer eller mindre snett ut åt sidorna. Dessa moment kan upprepas i följd några gånger, varefter hannen i en serie hoppliknande rörelser avancerar mot honan, varvid palperna hålls sänkta mot underlaget och bakkroppsspetsen vid varje ''hopp'' stöter mot underlaget.

P. sphagnicola (F. Dahl). Synkrona vertikala palp- och bakkroppsrörelser ökar i intensitet och övergår i en serie snabba hoppliknande rörelser, varunder hannen avancerar mot honan med mot underlaget sänkta palper och bakkroppsspetsen vid varje ''hopp'' stötande mot underlaget.

P. pullata (Clerck). Hannen jagar honan. Om hannen förlorar kontakten, kan han förflytta sig ryckigt på ett speciellt gångsätt. Hos flera av de hannar jag iakttagit, biter hannen tag i ett av honans ben. Paret kan också tumla runt, innan hannen så småningom bestiger honan.

P. riparia (C. L. Koch). Hannen jagar honan. Ibland föregås ''jakten'' av snabba vibrationer med frambenen. Bestigandet av honan föregås av en kamp med häftiga benrörelser ''ansikte mot ansikte''.

Pardosa monticola-gruppen

P. purbeckensis F. O. P.-Cambridge. Palperna höjs samtidigt i en ryckig rörelse, så att deras spetsar kommer att riktas snett uppåt och åt

sidorna. Omedelbart därpå höjs de första benen, så att de kommer att peka snett uppåt (Fig. 1). Palperna sänks därefter samtidigt och frambenen riktas snett framåt, varunder de slår häftigt (Fig. 2). Under denna rörelse står hannen kvar på samma ställe och lutar kroppen successivt framåt. Mönstret kan upprepas på samma ställe eller efter liten förflyttning (första benparet sänks endast litet mellan varje sekvens).

P. agrestis (Westring). Till en början rörs de indragna palperna ryckigt, varvid de emellanåt alternerande höjs och sänks, hela tiden med små ryck. Efter kort tid höjs de första benen (och ibland även det ena eller båda i andra paret), varvid deras femur kommer att riktas mer eller mindre uppåt och patella-tars mer eller mindre framåt (Figs. 3, 4). I denna ställning rörs benen "pumpande" fram och tillbaka. Hela tiden fortsätter palprörelserna (ibland kan båda palperna höjas samtidigt), medan hannen står kvar på samma ställe och då och då lutar sig framåt mot honan.

P. agricola (Thorell). Till en början rörs endast de mot kroppen mer eller mindre indragna palperna. Efter kort tid riktas första paret ben framåt, och med dem utförs sedan hela tiden små snabba vertikala rörelser under det att hannen sakta rör sig mot honan (Fig. 5). Palperna rörs hela tiden, delvis alternerande, med spetsarna riktade mot underlaget.

P. monticola (Clerck). Under en lång inledande fas står hannen övervägande tiden helt still. Då och då görs en liten snabb vertikal rörelse med bakkroppen, och med varierande tidsintervall höjs den ena av palperna mycket hastigt (Fig. 6). Efter upprepade alternerande sådana palprörelser (ex. på tidsintervall mellan palphöjningarna hos en hanne: 12, 15, 15, 21, 47 s) rörs vardera palpen snabbt upp och ned, varpå hannen hastigt närmar sig honan med vibrerande framben.

P. palustris (L.). Hannen vaggar hela kroppen långsamt av och an i sidled med små knyckiga rörelser (Fig. 7), under det att han mycket långsamt närmar sig honan. De mot kroppen mer eller mindre indragna palperna rörs hela tiden, delvis alternerande.

Alopecosa pulverulenta-gruppen

A. cuneata (Clerck). Hannen inleder med att "trumma" med indragna palper. Han förflyttar sig med de främre benparen mer eller mindre indragna mot kroppen (Fig. 8) och med vertikala ryckningar av bakkroppen och gör med korta mellanrum ryckiga eller små hoppliknande rörelser. Hannen flyr inte när honan attackerar. I honans närhet förflyttar han sig med små rörelser och exponerar frambenens ansvällda tibior (Fig. 9). Honan gör en hastig rörelse mot hannen och griper med chelicererna en av dessa tibior (Fig. 10). Eventuellt följs detta av att båda könen reser sig mot varandra, varunder hannen, fortfarande fasthållen, slår med benen och sedan med en hastig rörelse bestiger henne.

A. pulverulenta (Clerck). Hannen inleder med att "trumma" med indragna palper. Han förflyttar sig ryckigt med de främre benen mer eller mindre indragna mot kroppen och kraftiga vertikala rörelser med bakkroppen, vars bakdel stöter mot underlaget.

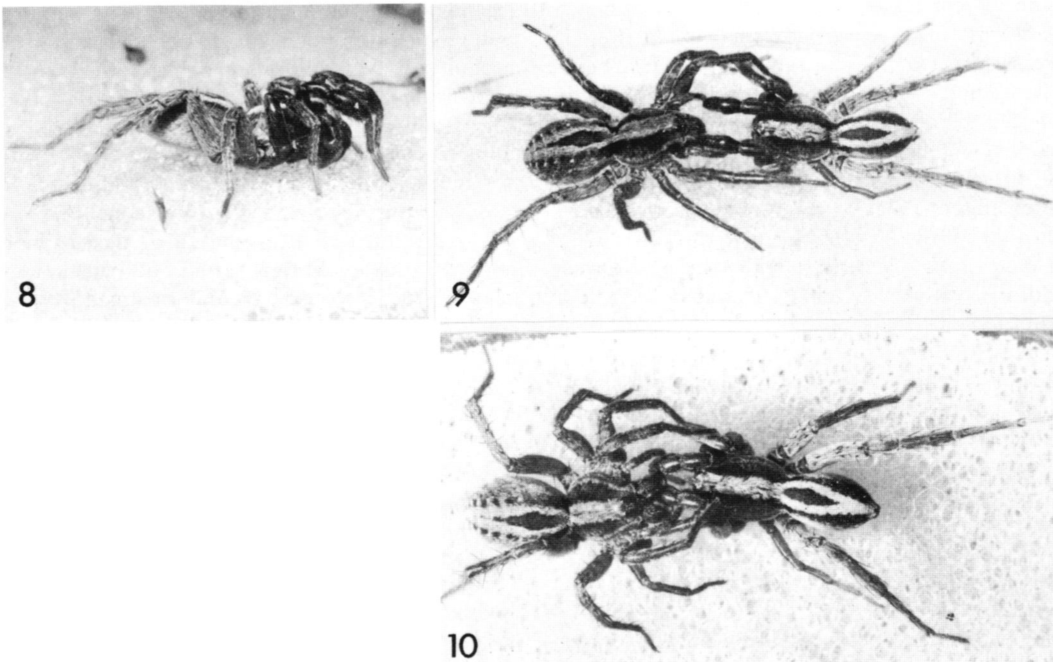
A. aculeata (Clerck). Hannen inleder med att "trumma" med indragna palper, varpå första benparet och ev. ett ben i andra paret dras in mot kroppen och han hastigt reser sig för en hoppliknande rörelse, varunder de indragna benen förlorar kontakten med underlaget. Hannen gör ett fåtal sådana "hopp" och börjar sedan, efter kort uppehåll, med palptrumning, som fortsätter i en ny "hopp"-serie.

A. taeniata (C. L. Koch). Hannen inleder med att kort "trumma" med indragna palper, varpå följer förflyttning med snabba hopp. Honan kan också jagas. När hannen når honan, utspelas en kamp, varvid han försöker bestiga henne.

Kopulationen iakttagen hos de tre sistnämnda arterna. Vid varje palpapplicering ett antal svällningar av haematodocha (ex. hos en *pulverulenta*-hanne: höger palp 18, vänster 33, höger 46, vänster 36, höger 20, varefter hannen hoppade av).

Tidigare observationer av här behandlade arter

Parningsspelet hos *P. prativaga, P. pullata* och *P. sphagnicola* har studerats av Hollander et al. (1973), som kvantitativt undersökt olika beteendeelement i samband med undersökningar av olika interspecifika isoleringsbarriärer. *P. pullata* har vidare observerats av Bristowe & Locket (1926), Hallander (1967) och Vlijm & Borsje (1969), som samtliga framhåller det reducerade parningsspelet (Hallander: "the male after having caught sight of the female jumps on to her



Figs. 8–10. Ställningar i parningsspelet hos *Alopecosa cuneata* (se texten).

Alopecosa cuneata (Sweden, Uppland: Täby). – 8. Male approaching female. He advances by small jerks at intervals, all the time displaying his first black tibiae, each with a light coloured depression pro- and retrolaterally (for receiving the female's chelicerae?). – 9. Male close to female, displaying his first swollen tibiae. – 10. The female grasps one of the male's first tibiae with her chelicerae. Photo: the author.

back from a distance of about a centimeter").

Parningsspelet hos *P. purbeckensis* har kortfattat beskrivits av Bristowe (1929), hos *A. cuneata* och *A. pulverulenta* av Bristowe & Locket (1926), som dock ej noterade betydelsen av den förras ansvällda tibior hos hannen. Parningsspelet hos *A. aculeata* har observerats av Buckle (1972).

Slutkommentarer

Parningsspelet hos här undersökta arter visar artspecificitet, och arterna inom resp artgrupp olika grad av differentiering i beteendemönstret i förhållande till varandra.

Bland *pullata*-gruppens arter visar *P. fulvipes* ingen större likhet i beteendet med någon av de övriga inom gruppen. Förutsättningen för uppkomsten av ett stridulationsorgan hos denna art (de fint fårade boklungelocken rörs troligen mot taggiga hår på coxae IV) har sannolikt varit de allmänt förkommande vertikala bakkroppsrörelserna i samband med parningsspel (Kronestedt 1973). Hannarna av de allotopa *P. prativaga* och *P. sphagnicola* avancerar mot honan med en serie hoppliknande rörelser, som, trots att de inte är helt identiska hos de två arterna, kan anses vara en synapomorfi och visa på närmare släktskap mellan dessa än med de övriga här studerade arterna inom gruppen. Det kraftigt reducerade parningsspelet hos *P. pullata* och *P. riparia* kan vara synapomorft, men det är vanskligt att uttala sig om betydelsen av reduktioner i detta sammanhang. Även om parningsspelet är reducerat tycks vissa skillnader förekomma mellan dessa arter vad gäller momentet omedelbart före hannens bestigning av honan.

Bland *monticola*-gruppens arter visar *P. palustris* det mest avvikande beteendet jämfört med övriga här studerade arter inom gruppen (också genitalmorfologiskt mest avvikande). *P. agrestis* visar vissa likheter såväl med *P. purbeckensis*

(ibland samtidig höjning av palperna) som med *P. agricola* (första benparet framåtriktade). De delvis svärtade tarserna hos *P. agrestis* (yttre delen) och de till större delen svärtade främsta tarserna hos *P. agricola* är tydligen epigamiska karaktärer, som accentuerar benrörelserna. Fastän materialet varit relativt litet, och även om vissa variationer observerats, kan konstateras, att *P. purbeckensis* och *P. agrestis* uppvisar specifika beteendeskillnader (deras artstatus har ifrågasatts bl a av Locket et al. 1974). Hos de få kustexemplar av *P. agricola*, som jag observerat (Upl. Munkö och Boh. Hamburgö), har jag hittills inte funnit några markanta beteendeavvikelser jämfört med inlandsexemplar (Dlr. Skattungen). Den mörkfärgade kustformen är ibland ansedd som en särskild art, *P. arenicola* (O. P.-Cambridge). Hos *P. monticola* är den i tiden mycket utdragna sekvensen med alternerande palprörelser ett exempel på, hur proportionerna i ett beteendeelement kan avvika från motsvarande hos andra arter.

Bland *Alopecosa*-arterna är *A. cuneata* unik med sina ansvällda första tibior hos hannen, en epigamisk karaktär, vars betydelse ovan fått en trolig förklaring. *A. aculeata* och *A. taeniata* har olika parningsspel, vilket stöder uppfattningen, att de är klart skilda arter.

I samband med observationerna av kopulationen hos *Alopecosa*-arterna kan framhållas de i större antal på varandra följande hastiga svällningarna av haematodocha vid varje palpapplicering. Detta har, så vitt jag kunnat finna, inte observerats tidigare hos detta släkte. Inom sl *Trochosa* har uppgivits ett fåtal på varandra följande svällningar vid samma applicering (Engelhardt 1964), inom sl *Pardosa* såväl en eller ett fåtal (Locket 1923) som ett större antal svällningar/applicering (Osterloh 1922). Inom sl *Lycosa* finns såväl arter med en svällning/applicering (Rovner 1972, Costa 1979) som arter med flera dylika (Costa 1979). Det är ännu för tidigt att uttala sig om i vad mån det föreligger vissa mönster i denna företeelse. Kunskapen om variationen på artplanet är ännu för otillräcklig för att uppenbara några generella drag för högre taxa.

Jag har ovan velat belysa något av den information med eventuell taxonomisk relevans, som står att få för vargspindlar genom studiet av olika beteendemönster, såväl artegna som gemensamma för högre taxa.

Litteratur

Bristowe, W. S. 1929. The mating habits of spiders, with special reference to the problems surrounding sex dimorphism. – Proc. zool. Soc. Lond. 1929:309–358.

Bristowe, W. S. & Locket, G. H. 1926. The courtship of British lycosid spiders, and its probable significance. – Proc. zool. Soc. Lond. 1926:317–347.

Buckle, D. J. 1972. Sound production in the courtships of two Lycosid spiders, Schizocosa avida Walkenaer and Tarentula aculeata (Clerck). – Blue Jay 30:110–113.

Costa, F. G. 1979. Analisis de la copula y de la actividad postcopulatoria de Lycosa malitiosa (Tullgren) (Araneae, Lycosidae). – Revta bras. Biol. 39:361–376.

Engelhardt, W. 1964. Die mitteleuropäischen Arten der Gattung Trochosa C. L. Koch, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. – Z. Morph. Ökol. Tiere 54:219–392.

Hallander, H. 1967. Courtship display and habitat selection in the wolf spider Pardosa chelata (O. F. Müller). – Oikos 18:145–150.

Hollander, J. den, Dijkstra, H., Alleman, H. & Vlijm, L. 1973. Courtship behaviour as species barrier in the Pardosa pullata group (Araneae, Lycosidae). – Tijdschr. Ent. 116:1–22.

Holm, Å. & Kronestedt, T. 1970. A taxonomic study of the wolf spiders of the Pardosa pullata-group (Araneae, Lycosidae). – Acta ent. bohemoslov. 67:408–428.

Kronestedt, T. 1973. Study of a stridulatory apparatus in Pardosa fulvipes (Collett) (Araneae, Lycosidae) by scanning electron microscopy. – Zool. Scr. 2:43–47.

Locket, G. H. 1923. Mating-habits of Lycosidae. – Ann. Mag. nat. Hist. (9)12:493–502.

Locket, G. H., Millidge, A. F. & Merrett, P. 1974. British spiders. Vol. 3. London (Ray Society).

Lugetti, G. & Tongiorgi, P. 1969. Ricerche sul genere Alopecosa Simon (Araneae-Lycosidae). – Memorie Soc. tosc. Sci. nat. 76:1–100.

Osterloh, A. 1922. Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates einiger Spinnen. – Z. wiss. Zool. 119:326–421.

Rovner, J. S. 1972. Copulation in the lycosid spider (Lycosa rabida Walckenaer): a quantitative study. – Anim. Behav. 20:133–138.

Tongiorgi, P. 1966. Wolf spiders of the Pardosa monticola group (Araneae, Lycosidae). – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 134:335–359.

Vlijm, L. & Borsje, W. J. 1969. Comparative research of the courtship behaviour in the genus Pardosa (Arachn., Araneae). II. Some remarks about the courtship behaviour in Pardosa pullata (Clerck). – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris (2)41, Suppl.: 112–116.